

10 MAR 1993

EXCHANGED  
GENETIC LIBRARYAtti della Società Italiana di Scienze Naturali  
e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

Vol. 132 (1991), n. 9, pag. 105-118

Milano, settembre 1992

Cesare F. Sacchi (\*) &amp; Renato Sconfiatti (\*)

Recherches sur l'écologie comparee de *Littorina obtusata* (L.) et de *L. mariaae* Sacchi & Rast.  
dans la Rìa de Arosa, Espagne nord-occidentale.  
IV. Dimorphisme sexuel et gradients de taille  
en *Littorina mariaae* (Gastr. Prosobranchia)

**Résumé** — En dix stations de la Rìa de Arosa (fig. 2) 100 coquilles adultes de mâles et 100 de femelles — à l'exception de la station 31, où l'analyse a été limitée à 85 individus par sexe — ont été étudiées dans leurs variations de taille et de forme, en adoptant les mêmes techniques qu'en Sacchi et Sconfiatti (1988: fig. 1). Les trois paramètres utilisés pour *L. obtusata* ont ainsi été mis en rapport entre eux par le calcul d'indices pour cent, et d'un volume assimilé à celui d'un ellipsoïde à trois axes. Les résultats (figs 3 et 4) confirment la présence d'un dimorphisme sexuel de taille bien plus précis en *L. mariaae* qu'en *L. obtusata*. Contrairement à quelques données présentées par Goodwin & Fish (1977) et à nos mêmes données de Bretagne (Sacchi, 1969 b) il n'est pas possible de mettre en relation à Arosa les variations de taille avec celles de l'exposition aux vagues. Toutefois la population de la station 34, vivant dans un environnement insolite (prairie de *Zostera*) présente des caractères péculiaires. Des mesures et des calculs analogues, réalisés sur 100 mâles et 100 femelles des deux morphes de couleurs les plus communes (*citrina* et *olivacea*) ne révèlent pas de différences significatives. Une série de considérations comparatives concernant des échantillons précédemment récoltés dans la Rìa de Arosa, ainsi qu'une population de *L. obtusata* naines de la Rìa de Vigo, confirment les valeurs des différences morphologiques de la coquille entre les deux membres du groupe d'espèces *obtusata*, ainsi que les conclusions générales tirées de l'étude de plusieurs populations des deux espèces en d'autres secteurs de la vaste distribution nord-atlantique de *L. obtusata* et de *L. mariaae*.

(\*) Università di Pavia, Dipartimento di Genetica, sezione di Ecologia, Piazza Botta 10 (Palazzo Botta). I - 27100 Pavia.

© Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civ. Storia Nat.  
corso Venezia 55, 20121 Milano  
ISSN 0037-8844

Registrato al Tribunale  
di Milano al n. 6574  
Dir. resp. Giovanni Pinna

**Riassunto** — Ricerche sull'ecologia comparata dei Prosobranchi intermareali *Littorina obtusata* e *L. mariae* nella Rìa de Arosa (Spagna nordoccidentale). IV. Dimorfismo sessuale e gradienti di mole in *Littorina mariae*.

In 10 stazioni della Rìa de Arosa (fig 1) 100 maschi e 100 femmine adulte — tranne che in staz. 31, dove ci si è limitati ad 85 individui per ciascun sesso — sono stati studiati nelle loro variazioni di mole e di forma, usando i parametri conchigliari del Colman (1932) e seguendo le tecniche a suo tempo adottate per *L. obtusata* (Sacchi & Sconfiatti, 1988). Tali parametri sono stati posti in relazione fra loro mediante calcolo di indici percentuali, e di un volume approssimativamente ottenuto assimilando le conchiglie ad elissoidi a tre assi. I risultati ottenuti (fig. 3 e 4) confermano la presenza d'un dimorfismo sessuale di mole molto più netto che in *L. obtusata*, mentre non è possibile ricavare dall'analisi statistica un modello che metta in relazione variazioni di mole ed esposizione differenziale al moto ondoso nelle diverse stazioni. Analoghe misure, eseguite su campioni di 100 maschi e 100 femmine in ciascuna delle due morfe di colore più frequenti ad Arosa, *citrina* ed *olivacea*, non danno differenze significative. Seguono dati comparativi di precedenti prelievi, sia relativi a *L. mariae* di una stazione scomparsa, prossima alla nostra stazione 35-b, sia ad una popolazione nana di *L. obtusata* della Rìa di Vigo. Una serie di considerazioni comparative sulla morfologia conchigliare tra *L. obtusata* e *L. mariae* della Rìa d'Arosa completa la ricerca, che conferma in sostanza i risultati ottenuti in altri settori dell'ampia area distributiva nordatlantica della coppia di specie (Sacchi, 1968 e 1969-b) (fig. 4).

I nostri risultati sono in parziale disaccordo con quelli ottenuti da Goodwin & Fish (1977) per regioni più settentrionali delle coste atlantiche.

**Abstract** — Researches on the comparative ecology of the intertidal Prosobranchs *Littorina obtusata* and *L. mariae* from the Rìa de Arosa (N.W. Spain). IV. Sexual dimorphism and size gradients in *L. mariae*.

From ten stations in the Rìa de Arosa (fig. 2) 100 adult males and 100 females (except for Station 31, with only 85 of each sex) were studied for variation in size and shape, using (fig. 1) Colman's (1932) parameters and following the methods adopted by Sacchi & Sconfiatti (1988) for *L. obtusata*. These parameters were arranged by means of a calculation of their percentage indices, and of the approximate volumes obtained by assimilating the shell to an ellipsoid with three axes. The results (Tables I and II; fig. 3) confirm the existence of much clearer sexual dimorphism than in *L. obtusata*, although it was not possible from the statistical analysis to get a model which relates variation in size with differences in wave action between the stations. Similar measurements made on samples of 100 males and 100 females of each of two most frequent colour morphs in the Rìa de Arosa, namely *citrina* and *olivacea*, showed no significant differences (Table III). Comparative data from previous studies were added, both for *L. mariae* from a station which has now disappeared but which was close to our present station 35-b, and for a population of dwarf *L. obtusata* from the Rìa de Vigo (Table IV). A series of comparative considerations of the shell morphology of *L. obtusata* and *L. mariae* completed the research, which confirms the results obtained from other sections of the wide north-atlantic distribution of these two species (Sacchi, 1968 and 1969-b) (see fig. 4).

Our results are in partial disagreement with those obtained by Goodwin & Fish (1977) from the more northern regions of the Atlantic coasts.

**Key words:** *Littorina mariae*, sexual dimorphism, size gradients, Rìa de Arosa, N.W. Spain.

**Resumen** — Investigación sobre la ecología comparada de los Gasteròpodos Prosobranchios intermareales *Littorina obtusata* y *L. mariae* en Rìa de Arosa (Galicia). IV. Dimorfismo sexual y gradientes de tamaño en *L. mariae*.

Se han estudiado las variaciones de tamaño y de forma de 100 ejemplares adultos machos y 100 hembras de cada una de las 10 estaciones de la Rìa de Arosa señaladas en la fig. 2, excepto en la estación 31 en la que se han estudiado 85 ejemplares de cada sexo. Los parámetros empleados han sido los de Colman (1932; fig. 1) siguiendo las técnicas adoptadas para *L. obtu-*

10 MAR 1893

*sata* (Sacchi & Sconfiatti, 1988). Dichos paràmetros se han relacionado entre sí mediante el càlculo de índices porcentuales y, suponiendo que su forma es la de un elipsoide de tres ejes representados por estos mismos paràmetros, se ha hecho un càlculo aproximado del volumen de la concha. Los resultados obtenidos (cuadros I y II; fig. 3) confirman la existencia, aquí, de un dimorfismo sexual con la talla mucho màs notable que en *L. obtusata*; pero no se pudo obtener, por medio del anàlisis estadístico, un modelo que relacione las variaciones de tamaño con la exposiciòn diferencial a la intensidad del oleaje en las diferentes estaciones del muestreo. Medidas anàlogas hechas en muestras de 100 machos y 100 hembras en cada una de las morfas de color màs frecuentes en Arosa, *citrina* y *olivacea*, no revelan diferencias significativas (cuadro III). A continuaciòn se presentan datos comparados con los de muestreos precedentes, tanto los relativos a *L. mariae* de una estaciòn desaparecida pròxima a la estaciòn 35-b, como a los de una poblaciòn enana de *L. obtusata* a Vigo (cuadro IV). El estudio se completa con una serie de consideraciones comparativas sobre la morfología de la concha entre *L. obtusata* y *L. mariae*. En lo esencial se confirman los resultados obtenidos en otros sectores de la amplia zona de distribuciòn noratlàntica de las dos especies (Sacchi, 1968 y 1969-b). Hay desacuerdo parcial entre nuestros resultados y los obtenidos por Goodwin & Fish (1977) para regiones màs septentrionales de las costas atlànticas (fig. 4).

**Palabras clave:** *Littorina mariae*, dimorfismo sexual, gradientes de tamaño, Ría de Arosa, Galicia.

## Le problème

Nos recherches sur les littorines de la Ría de Arosa étaient surtout destinées à analyser les rapports qui relient les variations de la coquille en *Littorina obtusata* aux conditions de l'environnement (Sacchi, 1984 et 1985; Sacchi & Sconfiatti, 1988). En effet, les caractéristiques presque lagunaires de la Ría de Arosa ne constituent pas des prémisses particulièrement favorables à l'établissement de peuplements nombreux d'une espèce aussi rhéophile et cymatophile, par rapport à *L. obtusata*, comme *L. mariae*.

Cette dernière littorine est néanmoins présente dans plusieurs endroits de la grève d'Arosa; nous avons donc pu analyser une dizaine d'échantillons de population qui nous permettront quelques considérations comparatives avec d'autres régions où *L. mariae* est plus fréquente et plus largement distribuée.

## Matériel et méthodes

Les méthodes adoptées répètent celles qui nous ont permis l'étude de *L. obtusata* (Sacchi & Sconfiatti, 1988). Notre fig. 1 illustre les trois paramètres de Colman (1932) que nous avons déjà adoptés, tant pour *L. obtusata* que pour *L. mariae* (Sacchi, 1968 et 1969-b).

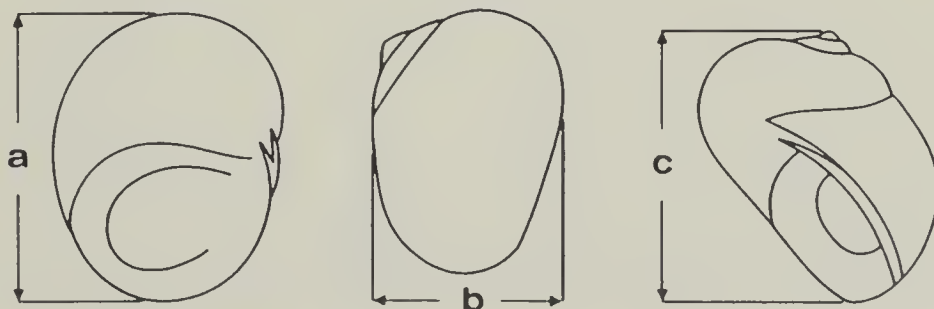


Fig. 1 — Paramètres adoptés.

Cette uniformité facilite les comparaisons biométriques et morphologiques entre les deux espèces jumelles.

L'analyse biométrique a porté sur 100 coquilles de mâles et 100 de femelles pour chaque station, à l'exception de la station 31, où l'espèce est présente avec de plus faibles contingents, ne nous permettant l'étude que de 85 adultes par chaque sexe.

Comme pour *L. obtusata*, les trois paramètres adoptés ont été ensuite reliés par le calcul des trois indices pour cent, ainsi que par l'assimilation approximative de la coquille à un ellipsoïde à trois axes qui permet l'estimation du volume. Tous les tableaux présentent moyennes, déviations standard et calcul du «t» de Student, conduisant à une appréciation des taux de signification des différences d'après les niveaux de Fischer & Yates (1953).

Dans les tableaux, le signe – indique donc la probabilité ( $P$ ) que les différences constatées soient fortuites ( $P > 0,05$ ); le signe  $\pm$  correspond à une  $P$  comprise entre 0,05 et 0,01; + à une  $P$  entre 0,01 et 0,001; ++ à une  $P$  inférieure ou égale à 0,001.

Les dendrogrammes de similarité, utilisés pour tracer notre fig. 3, sont construits d'après l'indice de Kulczynsky (1927), suivant la méthode W.P.G.M.A. (en Sneath & Sokal, 1973).

## Résultats

### Dimorphisme sexuel

Quant à taille, le Tableau I montre qu'elle est toujours plus forte chez la femelle. Toutes les différences sexuelles, mesurées et calculées, sont nettement significatives, alors qu'en *L. obtusata* l'on rencontre souvent des différences non significatives, ou au seuil de la signification statistique (Sacchi & Sconfiatti, 1988). Ce contraste entre les deux espèces jumelles rejoint les résultats obtenus en d'autres régions (Sacchi, 1968 et 1969).

Les résultats concernant la différence de forme de la coquille confirment à leur tour les données recueillies précédemment (Tab. II). La coquille de la femelle est plus globuleuse, mais les différences portent éminemment sur des valeurs relatives plus élevées du paramètre  $b$ , correspondant à peu près (fig. 1) à la largeur du dernier tour. Toutes les différences sexuelles sont, en effet, significatives pour les rapports  $b/a$  et  $b/c$ , tandis qu'elles sont aux limites de la signification statistique, où même non significatives, pour le troisième rapport,  $c/a$ , qui est en somme le rapport entre la hauteur de la coquille et son grand diamètre. Les coquilles des femelles sont donc «plus larges» mais non «plus hautes» que celle des mâles. Il en est généralement, mais non toujours, de même en *L. obtusata*, ainsi qu'en d'autres espèces de Littorines (Sacchi, 1980; Sacchi & Voltolina, 1987). De telles différences sont probablement en rapport avec une plus importante masse viscérale des femelles, attribuable surtout aux grosses glandes des annexes ovulaires.

Il y a en outre, chez les femelles, une tendance vers des variations plus contenues: leurs écarts-type sont relativement, et parfois absolument, inférieurs, et en huit cas sur dix le rapport entre écart et moyenne des volumes donne des valeurs plus basses. Cette régularité relative s'oppose à un substantiel équilibre entre mâles et femelles pour *L. obtusata*, où ce rapport est à la faveur des mâles dans 16 stations et plus élevé chez les femelles en 15 (Sacchi & Sconfiatti, 1988).

### Gradients de taille

Les minimums absolus de la taille moyenne se rencontrent chez les mâles de la station 31, et chez les femelles de la même station. Suivent les valeurs de la station 35-b. Il s'agit, dans les deux cas, de stations boueuses qui ne semblent pas voisines de l'optimalité pour un Gastéropode cymatophile. Il n'est toutefois pas possible de partager l'opinion de Goodwin & Fish (1977) d'après lesquels «la taille moyenne des adultes . . . varie avec l'exposition (aux mouvements de la mer) de l'habitat, augmentant en *L. obtusata*, et diminuant en *L. mariae*, avec la diminution de l'exposition». Nous avons déjà constaté pour Arosa l'irrégularité des gradients en *L. obtusata*.

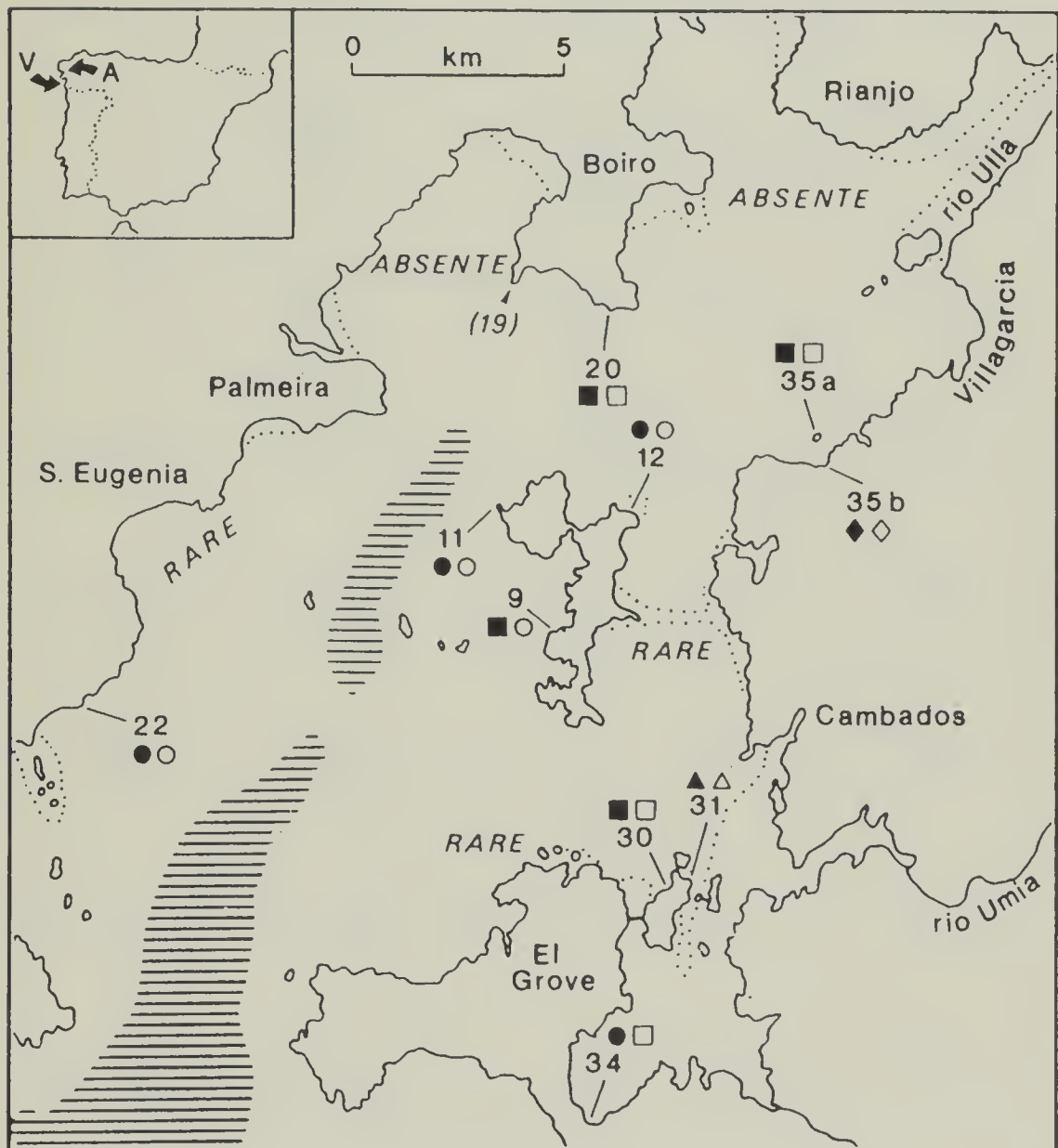


Fig. 2 — Stations utilisées pour l'analyse des peuplements de *L. mariae* et (stat. 19) pour le peuplement de *L. obtusata* choisi pour les comparaisons de la fig. 4. Les symboles sont les mêmes qu'en fig. 3. Les trames indiquent les profondeurs de plus de 50 mètres, d'après la carte nautique officielle de l'Instituto hidrográfico de la Marine, feuille 9261; au 30000 ème. L'encart en haut donne la position des Rías de Arosa (A) et de Vigo (V).

Tableau I — Données biométriques: *a*, *b*, *c*, en mm, *V* en mm<sup>3</sup>. MM = mâles; FF = femelles.

stat.	a	b	c	V
9 MM	7.51 ± 0.55	4.68 ± 0.36	6.68 ± 0.54	124.92 ± 27.26
9 FF	8.73 ± 0.68	5.64 ± 0.43	7.76 ± 0.62	203.58 ± 44.83
9 t	13.91 ++	17.02 ++	13.15 ++	14.99 ++
11 MM	7.96 ± 0.75	4.97 ± 0.45	7.05 ± 0.67	149.61 ± 39.15
11 FF	9.04 ± 0.65	5.79 ± 0.39	8.00 ± 0.60	222.31 ± 45.33
11 t	10.88 ++	13.77 ++	10.61 ++	12.13 ++
12 MM	7.92 ± 0.63	5.16 ± 0.38	7.13 ± 0.61	155.32 ± 34.77
12 FF	8.86 ± 0.54	6.09 ± 0.42	7.87 ± 0.57	224.81 ± 42.71
12 t	11.38 ++	16.28 ++	8.87 ++	12.62 ++
20 MM	7.30 ± 0.73	4.61 ± 0.48	6.64 ± 0.75	120.82 ± 37.40
20 FF	8.28 ± 0.61	5.39 ± 0.43	7.47 ± 0.65	177.47 ± 40.61
20 t	10.26 ++	12.08 ++	8.37 ++	10.26 ++
22 MM	7.93 ± 0.73	4.85 ± 0.45	6.88 ± 0.71	141.81 ± 38.74
22 FF	8.86 ± 0.63	5.57 ± 0.40	7.76 ± 0.57	203.21 ± 42.06
22 t	9.67 ++	11.95 ++	9.67 ++	10.74 ++
30 MM	7.19 ± 0.65	4.59 ± 0.43	6.43 ± 0.67	113.65 ± 29.64
30 FF	8.47 ± 0.60	5.55 ± 0.40	7.52 ± 0.59	187.69 ± 40.45
30 t	14.47 ++	16.34 ++	12.14 ++	14.76 ++
31 MM	5.99 ± 0.64	3.73 ± 0.36	5.25 ± 0.60	63.36 ± 20.74
31 FF	6.90 ± 0.70	4.44 ± 0.48	6.00 ± 0.66	99.15 ± 30.11
31 t	8.82 ++	10.92 ++	7.73 ++	9.02 ++
34 MM	7.55 ± 0.62	4.84 ± 0.39	6.96 ± 0.58	135.55 ± 33.44
34 FF	8.07 ± 0.72	5.36 ± 0.48	7.35 ± 0.63	170.20 ± 45.44
34 t	5.45 ++	8.41 ++	4.63 ++	6.14 ++
35a MM	7.27 ± 0.72	4.41 ± 0.47	6.40 ± 0.63	110.40 ± 32.17
35a FF	8.41 ± 0.58	5.16 ± 0.35	7.33 ± 0.54	168.72 ± 33.21
35a t	12.29 ++	12.82 ++	11.20 ++	12.61 ++
35b MM	6.93 ± 0.64	4.29 ± 0.36	6.21 ± 0.62	98.87 ± 25.00
35b FF	8.03 ± 0.74	5.15 ± 0.41	7.12 ± 0.70	157.56 ± 39.80
35b t	11.24 ++	15.76 ++	9.77 ++	12.49 ++

Tableau II — Indices pour cent.

stat.	b/a	b/c	c/a
9 MM	62.34 ± 1.79	70.24 ± 3.26	88.86 ± 2.80
9 FF	64.63 ± 2.00	72.72 ± 2.68	88.93 ± 2.63
9 t	8.51 ++	5.88 ++	0.17 —
11 MM	62.56 ± 2.27	70.67 ± 2.99	88.58 ± 2.42
11 FF	64.12 ± 1.93	72.43 ± 2.61	88.58 ± 2.53
11 t	5.20 ++	4.46 ++	0.00 —
12 MM	65.25 ± 2.02	72.53 ± 3.07	90.04 ± 2.80
12 FF	68.67 ± 1.89	77.38 ± 3.49	88.86 ± 3.24
12 t	12.33 ++	10.44 ++	2.76 +
20 MM	63.26 ± 2.03	69.68 ± 2.62	90.85 ± 3.07
20 FF	65.02 ± 1.97	72.19 ± 3.14	90.18 ± 3.43
20 t	6.22 ++	6.16 ++	1.46 —
22 MM	61.17 ± 2.16	70.62 ± 3.45	86.73 ± 2.96
22 FF	62.94 ± 2.23	71.91 ± 3.08	87.60 ± 2.87
22 t	5.75 ++	2.77 +	2.11 ±
30 MM	63.84 ± 2.12	71.58 ± 5.81	89.52 ± 4.45
30 FF	65.54 ± 2.10	73.88 ± 3.04	88.74 ± 2.81
30 t	5.59 ++	3.51 ++	1.48 —
31 MM	62.35 ± 2.10	71.17 ± 3.24	87.69 ± 2.78
31 FF	64.49 ± 3.56	74.27 ± 5.01	86.97 ± 3.46
31 t	4.76 ++	4.79 ++	1.50 —
34 MM	64.19 ± 2.42	69.70 ± 3.33	92.18 ± 3.23
34 FF	66.49 ± 2.27	72.96 ± 2.83	91.21 ± 3.44
34 t	6.92 ++	7.47 ++	2.05 ±
35a MM	60.65 ± 2.04	68.98 ± 3.34	88.04 ± 3.33
35a FF	61.44 ± 1.96	70.50 ± 2.36	87.20 ± 3.24
35a t	2.82 +	3.72 ++	1.80 —
35b MM	61.99 ± 2.29	69.27 ± 3.36	89.56 ± 2.49
35b FF	64.26 ± 2.21	72.51 ± 3.42	88.71 ± 2.83
35b t	7.13 ++	6.76 ++	2.26 ±

Quant à *L. mariae*, la station de beaucoup la plus calme est la 34, au fond de la vaste anse du Vado, au sud de El Grove, où l'on ne trouve pas de valeurs minimales. C'est d'ailleurs le secteur de la Rìa de Arosa où *L. mariae* forme le peuplement le plus vaste, occupant presque sans discontinuité des surfaces de plusieurs milliers de mètres carrés, mais sur un substrat exceptionnel, sur fond sablo-vaseux où les Littorines ne sont pas fucicoles, mais zostéricoles, et présentent une grande uniformité polychromatique (Sacchi, 1985) peut-être due, par l'absolue prédominance d'*olivacea*, à des effets d'homochromie sur les feuilles vertes des Naïadales.

On ne peut enfin que remarquer les faibles effectifs analysés en plusieurs localités par Goodwin & Fish (1977), qui rendent moins aisée toute évaluation quantitative des différences rencontrées.

Il est toutefois possible (figs 2 et 3) de constater un certain regroupement de tailles relativement grandes dans les stations 9, 11, 12 et 22 qui se situent sur le parcours des principaux courants intéressant la Rìa de Arosa (Sacchi & Sconfiatti, 1988).

Comme en *L. obtusata*, les différences de taille portent sur l'ampleur des (derniers) tours, non pas sur leur nombre, qui demeure constant autour de 4,5 à 5.

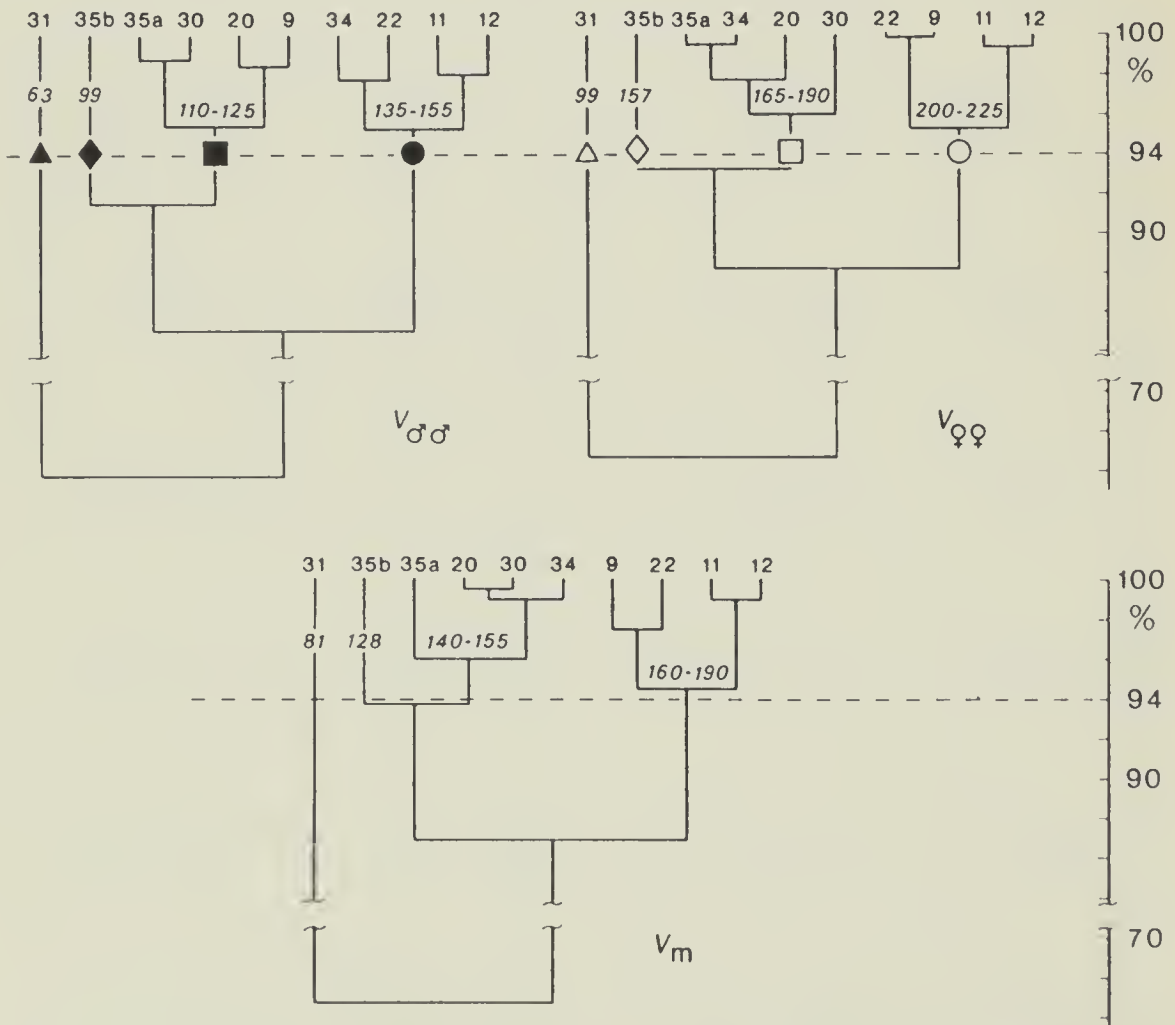


Fig. 3 — Dendrogrammes de similarité établis pour les moyennes des volumes de chaque sexe et pour les moyennes absolues. Symboles pleins = mâles. Symboles creux = femelles.



### Différences entre morphes de couleur

Pour l'appréciation de ces différences, limitée aux deux morphes les plus fréquentes de la Ría de Arosa, *citrina* et *olivacea*, 100 coquilles de mâles et 100 de femelles par morphe ont été extraites au hasard d'un mélange de 5 échantillons de population recueillis dans le secteur nord-ouest de la ría, entre les stations 22 et 24, où *L. mariaae* est assez fréquente et où les deux morphes sont également bien représentés. La station 34 a été exclue, à cause du monomorphisme et de l'écologie très particulière des peuplements du Vado.

Les données relatives confirment, une fois plus, les différences sexuelles de taille et de forme; la non signification des différences inter-morphes s'oppose à ce que nous avons constaté pour *L. obtusata* (Sacchi & Sconfietti, 1988).

Il est intéressant de remarquer que l'individu de *L. mariaae* le plus petit en absolu de notre matériel est un mâle *olivacea* de la station 31 (volume estimé = 27,57 mm<sup>3</sup>); la femelle la plus petite vient également de 31; c'est encore une *olivacea* (45,51 mm<sup>3</sup>). Les géants viennent au contraire du mélange utilisé pour les comparaisons entre morphes: un mâle *olivacea* de 341,56 mm<sup>3</sup> et une femelle *citrina* de 392,03 mm<sup>3</sup>.

Tableau III — Données relatives aux morphes de couleur. Comparaison entre sexes et entre morphes. c = *citrina*; o = *olivacea*. Pour les autres symboles, voir Tableaux I et II.

morphes		a	b	c	V
c	MM	7.66 ± 0.71	4.64 ± 0.48	6.71 ± 0.66	128.22 ± 36.81
	FF	8.67 ± 0.92	5.40 ± 0.62	7.51 ± 0.83	190.29 ± 62.40
	t	8.65 ++	9.69 ++	7.54 ++	8.57 ++
o	MM	7.73 ± 0.62	4.74 ± 0.56	6.79 ± 0.66	133.44 ± 40.07
	FF	8.70 ± 0.89	5.47 ± 0.66	7.60 ± 0.82	195.41 ± 61.02
	t	8.94 ++	8.43 ++	7.70 ++	8.49 ++
c-o	MM	0.70 —	1.36 —	0.86 —	0.96 —
	t	0.23 —	0.77 —	0.77 —	0.59 —
morphes		b/a	b/c	c/a	
c	MM	60.56 ± 3.39	69.15 ± 3.46	87.62 ± 3.26	
	FF	62.30 ± 3.72	71.96 ± 3.90	86.58 ± 2.48	
	t	3.46 ++	5.39 ++	2.54 ±	
o	MM	61.24 ± 4.36	69.81 ± 4.20	87.75 ± 3.85	
	FF	62.87 ± 4.04	71.90 ± 4.00	87.45 ± 2.87	
	t	2.74 +	3.60 ++	0.62 —	
c-o	MM	1.23 —	1.21 —	0.26 —	
	t	1.04 —	0.11 —	2.29 ±	

### Données diverses

Le tableau IV contient les données de la seule population de *L. mariae* précédemment analysée pour la Rìa de Arosa (Sacchi, 1968) intégrées par le calcul des volumes et des moyennes des indices.

Cet échantillon, également composé de 100 mâles et 100 femelles, avait été récolté à l'ancien parc d'ostréiculture de Villajuàn, occupant à peu près l'emplacement de l'actuel laboratoire régional. Il est composé d'individus dont le volume moyen n'est que très légèrement supérieur à celui de notre station 31, confirmant en quelque sorte la règle qui veut la taille en rapport avec l'optimalité de l'environnement. La station de 1967 était, en effet, très boueuse et dérangée.

Le même tableau contient, par comparaison, les données relatives à la population de *L. obtusata* composée par les individus de la plus petite taille de toutes nos campagnes de recherches. Il s'agit d'une population vivant sur un petit rocher isolé à l'angle ouest de la lagune des îles Cies, en Rìa de Vigo (Sacchi, 1964). Nous avons analysé (Sacchi, 1968) 100 mâles et 100 femelles également, et nous avons contrôlé ensuite (1972, 1976, 1980) que la population demeurerait invariée dans cette station longuement exposée à l'air par basse-mer. C'est une population qui pourrait rentrer dans les limites de la prétendue espèce *L. aestuarii* Jeffreys, que Moyse & alii (1982) replacent de plein droit dans l'espèce *L. obtusata* (L.) comme ensemble d'écomorphoses locales.

Tableau IV — Données diverses.

<i>L. mariae</i> , Arosa 1967				
Taille en mm et volume en mm <sup>3</sup> (dans l'ordre, <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> , <i>V</i> ):				
MM	5.58 ± 0.72	3.93 ± 0.62	4.92 ± 0.72	59.85 ± 26.66
FF	6.67 ± 0.68	4.85 ± 0.51	5.92 ± 0.60	103.12 ± 31.26
<i>t</i>	11.32 ++	12.17 ++	10.61 ++	10.53 ++
Indices % (dans l'ordre, <i>b/a</i> ; <i>b/c</i> ; <i>c/a</i> ):				
MM	70.59 ± 2.53	80.27 ± 3.00	88.00 ± 2.96	
FF	72.64 ± 2.30	81.98 ± 2.83	88.64 ± 2.23	
<i>t</i>	6.03 ++	4.15 ++	2.37 ±	
<i>L. obtusata</i> , «nains» station C-1 (Rìa de Vigo)				
Taille en mm et volume en mm <sup>3</sup> (dans l'ordre, <i>a</i> , <i>b</i> , <i>c</i> , <i>V</i> ):				
MM	8.62 ± 0.81	6.31 ± 0.58	7.63 ± 0.73	222.47 ± 55.90
FF	8.78 ± 0.97	6.39 ± 0.62	7.67 ± 0.88	232.56 ± 72.18
<i>t</i>	1.27 —	1.08 —	0.34 —	1.11 —
Indices % (dans l'ordre, <i>b/a</i> ; <i>b/c</i> ; <i>c/a</i> ):				
MM	73.10 ± 2.40	82.69 ± 3.68	88.50 ± 3.19	
FF	72.89 ± 2.72	83.46 ± 3.37	87.39 ± 2.63	
<i>t</i>	0.59 —	1.54 —	2.68 +	

Bien que ces «nains» soient nettement plus petits que maintes populations de *L. mariae* bretonnes, les caractères de leur coquille rentrent dans le cadre qui différencie *L. obtusata* par rapport à son espèce jumelle.

## Discussion

Les caractères essentiels de la coquille de *L. mariae*, comparés à ceux de *L. obtusata*, sont les suivants:

a) dimorphisme sexuel de taille: il est beaucoup plus net chez *L. mariae*. Le rapport volume moyen des mâles  $\times 100$  / volume moyen des femelles oscille entre 60 et 70, alors qu'il est supérieur à 80, atteignant parfois 99, en *L. obtusata* (d'après les données de Sacchi & Sconfietti, 1988). En *L. mariae*, on pourrait presque séparer directement les mâles des femelles, sans recourir à l'analyse statistique! Il faut toutefois remarquer qu'exceptionnellement, dans la station 34, *L. mariae* présente un rapport de 79,6: encore un caractère qui distigue une population, par ailleurs unique en son écologie et son polymorphisme;

b) différences interspécifiques de forme. Le paramètre *b* est relativement plus petit en *L. mariae* qu'en *L. obtusata*. Les rapports où ce paramètre intervient ont, par conséquence, des valeurs plus basses en *L. mariae*. Ces différences sont mises en évidence par une comparaison des polygones de fréquence relatifs aux rapports *b/a* et *b/c* (fig. 4). Dans ces diagrammes nous avons utilisé les données de la station 19 pour *L. obtusata*, et de 11 pour *L. mariae*. Il s'agit là des deux échantillons de population dont les moyennes rejoignent de plus près celles que l'on peut établir respectivement, dans l'ensemble des populations étudiées en Ria de Arosa, pour chaque espèce;

c) les coquilles de *L. mariae* sont donc plus «sveltes»: remarque qui confirme des résultats précédents (Sacchi, 1968 et 1969-a) et rejoint les considérations de Goodwin & Fish (1977) bien que ces Auteurs aient adopté des paramètres non directement comparables aux nôtres.

## Conclusions

Cette recherche souligne encore une fois, pour la Ria de Arosa, les différences intra- et interspécifiques que nous avons remarquées en d'autres secteurs des côtes nord-atlantiques. Ces différences morphologiques s'ajoutent aux démographiques et écologiques, également confirmées à Arosa (Sacchi, 1985).

On n'assiste au contraire — à Arosa pas plus qu'à Vigo — aux différences entre types d'habitat rencontrées par nous en Bretagne. Sur les côtes bretonnes, en effet (Sacchi, 1969) les plus grandes tailles sont atteintes dans des stations bien exposées aux vagues, mais revêtues d'une dense végétation de *Fucus*. Des tailles moins importantes s'observent en des stations également battues, mais constituées de champs de blocs granitiques avec une végétation maigre et éparse. La taille de *L. mariae* est encore relativement réduite dans un autre type d'environnement, moins battu, constitué de rochers ou pierrailles isolés dans un contexte sablo-vaseux. Les peuplements de ce dernier milieu diffèrent toutefois si nettement par d'autres caractères — telles une haute fréquence de *citrina* et la présence de *reticulata* en morphes

claires, et une localisation prédominante en *Fucus serratus* (L.) — qu'ils pourraient presque constituer une «race écologique» à part, du moins dans la région de Roscoff. Douze ans plus tard, sur des grèves autor de l'île d'Anglesey, Reimchen (1981) trouvait des différences analogues; il ne semblait pas connaître notre travail de 1969.

Il faut néanmoins souligner les caractères péculiaires des *L. mariae* des prairies à Zostères au Vado (stat. 34). Ces Littorines présentent une individualité marquée aussi bien par leur écologie, que par leur monomorphisme (*olivacea*) et par quelques différences dans la morphologie même de la coquille. Il est possible que le monomorphisme de couleur soit le résultat

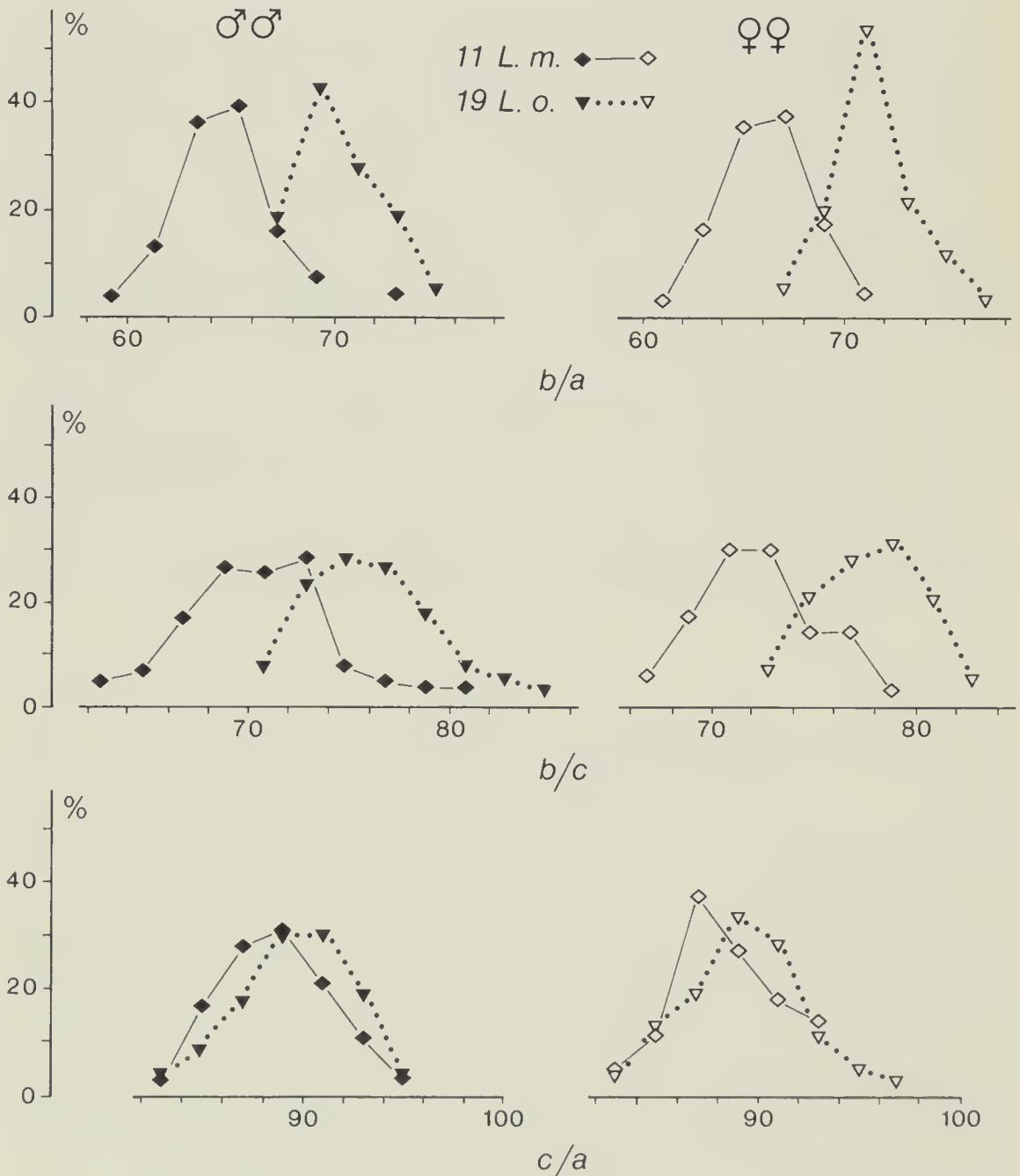


Fig. 4 — Polygones de fréquence pour cent des échantillons 19 (*L. obtusata*) et 11 (*L. mariae*) construits pour les trois indices de la coquille.

d'une sélection visuelle, car, à l'oeil de l'homme, il est en effet souvent difficile de les apercevoir, d'une certaine distance, sur le substrat vert des Naïadales. Il est même possible qu'une forme un peu plus arrondie de la coquille soit le résultat d'une écomorphose liée au milieu beaucoup plus calme que les typiques grèves rocheuses à Fucacées. La solution du problème ne relève toutefois plus de la compétence de l'écologiste.

Nous souhaitons enfin avoir contribué ultérieurement, par cette recherche, à enrayer l'assez superficielle hypothèse (discutée par Sacchi, 1985) que la *Littorina fabalis* de Turton (1825), mal décrite et mal figurée, ait quelque chose à voir avec *L. mariae* Sacchi et Rastelli 1966.

Cette contribution conclut la série de nos recherches sur l'écologie des Littorines en Ría de Arosa. Nous remercions encore une fois de leur aimable hospitalité la Direction du Centro de Investigaciones marinas de Villajuan de Arosa et les généreux amis Don Luis Losada, senior et junior, qui n'ont pas cessé de nous assister par des conseils bibliographiques durant toute la recherche. Une fois de plus doivent être vivement remerciés le Dr. Charles Goodhart, de Cambridge (U.K.) et le Prof. Antonio Figueras, de Vigo, pour avoir assuré la traduction du résumé, respectivement en Anglais et en Espagnol.

## Bibliographie

- Colman J. J., 1932 - A statistical analysis of the species concept in *Littorina*. *Biol. Bull.*, 62: 223-243.
- Fisher R. A. & Yates F., 1953 - Statistical tables. *Oliver & Boyd*, London: Fourth Edition: 1-126.
- Goodwin B. J. & Fish J. D., 1977 . Inter- and intra-specific variation in *Littorina obtusata* and *L. mariae* (Gastropoda, Prosobranchia). *J. moll. Stud.*, 43: 241-254.
- Kulczynsky S., 1927 - Die Pflanzenassoziatione des Pieninen. *Bull. intern. Acad. Polon. Sc. nat.*, 2 suppl.: 57-203.
- Moyse J., Thorpe J. P. & Al-Hamadabi E., 1982 - The status of *Littorina aestuarii* Jeffreys: an approach using morphology and biochemical genetics. *J. Conch. London*, 31: 7-15.
- Reid D. G., 1990 - Note on the discrimination of females of *Littorina mariae* Sacchi et Rastelli and *L. obtusata* (Linnaeus). *J. moll. Stud.*, 56: 113-114.
- Reimchen T. E., 1981 - Microgeographical variation in *Littorina mariae* Sacchi et Rastelli and a taxonomic consideration. *J. Conch. London*, 30: 341-350.
- Sacchi C. F., 1964 - Relazioni ecologia-policromatismo nel Prosobranco intertidale *Littorina obtusata* (L.). III - Studio sulla Ría di Vigo. *Arch. zool. it.*, 49: 95-156.
- Sacchi C. F., 1968 - Sur le dimorphisme sexuel de *Littorina mariae* Sacchi et Rastelli. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 266: 2483-2485.
- Sacchi C. F., 1969 a - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* et de *L. mariae* en Galice et en Bretagne. *Invest. pesq.* 33: 381-414.

- Sacchi C. F., 1969 b - Ricerche biometriche sul dimorfismo sessuale della coppia di specie intertidali *Littorina obtusata* e *L. mariaae* in Bretagna ed in Galizia. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 24: 33-47.
- Sacchi C. F., 1980 - Ricerche sulle variazioni di mole in *Littorina saxatilis* (Olivi) e sul loro significato ecologico. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, 31: 51-67.
- Sacchi C. F., 1984 - Recherches sur l'écologie comparée de *Littorina obtusata* et de *L. mariaae* dans la Rìa de Arosa, Espagne nord-occidentale. I - Caractères des peuplements, polychromatisme, rapport des sexes. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 125: 209-232.
- Sacchi C. F., 1985 - Id. id. II - Les épibiontes animaux. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 126: 212-236.
- Sacchi C. F. & Sconfiatti R., 1988 - Id. id. III - Dimorphisme sexuel et gradients de taille en *Littorina obtusata*. *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 129: 285-304.
- Sacchi C. F. & Voltolina D., 1987 - Recherches sur l'écologie comparée des Littorines dans l'île de Vancouver (British Columbia, Canada). *Atti Soc. it. Sc. nat.*, 128: 209-234.
- Sneath P. H. A. & Sokal R. R., 1973 - Numerical Taxonomy. *W. H. Freeman & Co.*, San Francisco: 1-300.
- Turton J., 1825 - Some new British shells. *Zool. Journal*, 2: 226 et planche XIII.